

NOTES CYPÉROLOGIQUES

22. LES *COSTULARIA* DE NOUVELLE-CALÉDONIE

par J. RAYNAL

SUMMARY: This review of the New Caledonian *Costularia* begins with a discussion of the taxonomic value of various morphological features; a key and a list of species follow, of which 5 are newly described, the total number amounting now to 12 well defined species (all endemic) and 2 critical taxa. Then are given the results of a short numerical study; conclusions are drafted about the possible trends of evolution. Compared with species from other areas, mainly Madagascar, the New Caledonian *Costularia* enjoy a greater amount of morphological variation; from various considerations it appears that the genus probably originated in the south-western Pacific.

* * *

En 1805, VAHL (18) valida, en décrivant *Schenus arundinaceus*, un nom donné par SOLANDER à une Cypéacée récoltée en Nouvelle-Calédonie par FORSTER (6). Cette récolte, toujours présente dans l'herbier de VAHL (pl. 1), à qui FABRICIUS — seul cité par VAHL — l'avait communiquée, existe également dans les herbiers londoniens (K, BM); comme il arrive souvent pour les spécimens de FORSTER, la provenance manuscrite sur la part de Kew (« habitat in Neozelandia ») est erronée. En réalité, cette plante provenait de la région de Balade, près de l'extrémité nord-ouest de la Nouvelle-Calédonie. C'était la première récolte d'un genre de Cypéacées particulièrement bien diversifié dans deux îles fort distantes, la Nouvelle-Calédonie et Madagascar, mais qui devait attendre sa description encore près d'un siècle. En 1898, CLARKE (3) décrivait, en effet, d'Afrique du Sud, le genre *Costularia*. Seize ans plus tard, STAFF (17) créait, pour 4 Cypéacées de Nouvelle-Calédonie, de Bornéo et des Seychelles, le genre *Lophoschanus*. C'est ce nom qu'adoptèrent les botanistes néo-calédoniens, dans une série de travaux (GUILLAUMIN, 8, 9, 10, 11; DÄNIKER, 5), qui portèrent le nombre d'espèces décrites à 8. Ce genre était dès lors essentiellement néo-calédonien, malgré son extension aux Seychelles. Sans doute en raison de l'existence de la Flore de GUILLAUMIN, c'est toujours sous ce nom que ces plantes, qui jouent dans les maquis sur péridotites un rôle physiologique important, étaient encore tout récemment connues.

Cependant, en 1939, KÜKENTHAL (12) avait réuni *Lophoschanus* et *Costularia*, ne conservant de distinction qu'au rang subgénérique; la sépa-

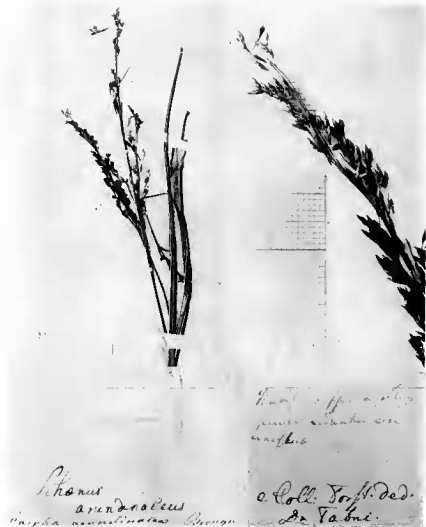
ration biogéographique, toutefois, s'estompait, car KÜKENTHAL réunissait certains *Lophoschænus* néo-calédoniens et certains *Costularia* malgaches et sud-africains en un troisième sous-genre *Chamædendron*. A dire vrai, l'existence de *Costularia* en Nouvelle-Calédonie avait été reconnue en 1921 par RENDLE avec la description de son *C. neocaledonica*; curieusement, et par suite d'une regrettable confusion avec *Lophoschænus neocaledonicus* (C.B.Cl.) Pfeiff., qui n'appartient pas au genre mais est un véritable *Schænus*, KÜKENTHAL devait se méprendre totalement sur l'identité de *Costularia neocaledonica* Rendle; il ignora dans sa révision cette plante, que GUILLAUMIN (II) redécrivit plus tard sous le nom de *Lophoschænus montis-fontium*.

Neuf espèces étaient donc connues lorsqu'en 1972 j'entrepris la révision de la famille dans le cadre de la réalisation de la nouvelle Flore de Nouvelle-Calédonie. Étant donné les nombreux travaux antérieurs traitant des *Lophoschænus* ou *Costularia*, j'étais alors loin de penser que la révision de ce genre aboutirait, par la description de 5 espèces nouvelles, à accroître de moitié le contingent des *Costularia* néo-calédoniens, porté aujourd'hui à 12 espèces bien définies et 2 incertaines.

Ce travail me permet de corroborer l'opinion de KÜKENTHAL sur l'unité de *Costularia* et *Lophoschænus*. S'il est publié en avance sur la Flore elle-même, c'est parce que des travaux écologiques — dont l'un publié ici-même — réclamaient la description des nouveautés, dont plusieurs sont des plantes abondantes, depuis longtemps récoltées, des environs même de Nouméa.

Cette recherche n'aurait sans doute pu aboutir aussi aisément, ni rapidement, si je n'avais eu la possibilité de visiter à deux reprises le sud de la Nouvelle-Calédonie, observer *in situ* ces herbes, noter sur le vif les ports, les formes, les couleurs, apprendre à distinguer du premier coup d'œil, sur le terrain, des plantes parfois moins discernables une fois fragmentées, aplaties et desséchées dans l'herbier. Je n'ai certes pas défini des entités spécifiques nouvelles sur des traits mineurs et fugaces; mais les caractères les plus évidents ou les plus fiables peuvent passer inaperçus lorsqu'on ne dispose que d'exsiccata plus ou moins complets, initialement confondus sous un même nom, parfois même mélangés dans un même échantillon. Dans les maquis du sud de l'île plusieurs espèces de *Costularia* peuvent partager le même biotope ou des milieux voisins; à la Plaine des Lacs il est très facile de récolter dans un rayon très limité les *Costularia breviseta*, *comosa*, *pubescens*, *nervosa*, *xyridioides* qui, pour le collecteur non averti, se ressemblent beaucoup, au moins par le port des inflorescences. On ne doit donc pas s'étonner que bien des récoltes anciennes soient des mélanges, dont les parts déposées dans différents herbiers ne se correspondent pas. A ce titre, le meilleur exemple est peut-être l'échantillon Franc 2136, qui à Paris et Kew est *C. comosa*, mais dont les échantillons genevois représentent un mélange de *C. comosa*, *pubescens* et *xyridioides*...

Il faut aussi insister sur l'énorme avantage que j'ai tiré des récoltes aussi abondantes qu'excellentes réunies depuis quelques années pour le compte du Muséum de Paris par M. MCKEE, ainsi que celles des bota-



Pl. I. — Première récolte du genre *Costularia* C. B. Cl. : spécimen-type de *Schanus arundinaceus* Sol. ex Vahl (leg. FORSTER, ded. FABRICIUS, herb. VAHL, C).

nistes de l'O.R.S.T.O.M. de Nouméa, MM. SCHMID, JAFFRÉ et VEILLON. Ces échantillons nombreux, systématiquement collectés dans toute l'étendue de l'île, ont entièrement modifié la qualité de l'information disponible; à l'échantillonnage très épars, bien que taxonomiquement déjà complet, d'autrefois, se sont substituées des récoltes suffisamment denses pour apprécier avec une approximation satisfaisante tant la variation morpho-

logique que les aires de répartition. Peut-être pourrait-on penser que c'en est dès lors assez de récolter; rien n'est moins sûr, car la qualité et la densité des récoltes actuelles permettent d'entrevoir des variations intraspécifiques certes mineures mais en apparente corrélation avec des habitats ou des régions particuliers. Leur étude, qui peut être d'un grand intérêt, est fonction d'une intensification de la prospection.

Sans atteindre l'état de connaissance floristique de pays tempérés depuis longtemps prospectés, la Nouvelle-Calédonie se trouve aujourd'hui à cet égard privilégiée par rapport à la plupart des régions intertropicales. Ceci, joint à l'extrême originalité de ses espèces végétales, justifie pleinement et la réalisation par notre Laboratoire de la Flore de ce pays, et la continuation active des prospections et des récoltes. La connaissance des plantes dans leur milieu naturel est essentielle à une taxonomie biologique moderne. Quoi qu'en puissent penser des esprits modernistes à l'excès, la collecte méthodique d'herbiers dans l'étendue d'une aire de répartition en demeure son complément logique et indispensable.

Je passerai en revue les différents caractères étudiés et leur valeur taxonomique, avant d'énumérer les espèces néo-calédoniennes et de décrire les nouveautés. Les synonymies, descriptions, cartes de répartition détaillées et les listes de spécimens étudiés seront publiées ultérieurement dans la Flore.

CARACTÈRES VÉGÉTATIFS

A. SOUCHE

Toutes les espèces néo-calédoniennes sont cespiteuses, sauf peut-être *C. neocaledonica*, dont aucune base suffisamment complète n'a encore été recueillie, et qui pourrait, en raison de certains indices (apparence de rhizome \pm oblique, feuilles peu nombreuses, pousses à premières gaines sans limbe) avoir une souche traçante. Chez toutes les autres espèces les feuilles sont rassemblées en touffe ou rosette généralement dense, sauf chez *C. chamædendron* où, du fait de l'abscission précoce des limbes, il y a rarement plus de 6 feuilles par tige.

La tige végétative est, dans la plupart des espèces, comparativement très courte, et reste enveloppée par les vieilles gaines foliaires, qui se dilacèrent plus ou moins vite et finissent par disparaître tardivement, par décomposition ou passage du feu. Chaque pousse aérienne florifère, apparemment monopodiale, se trouve après la floraison relayée latéralement, au niveau du sol, par de nouvelles pousses qui accroissent le diamètre de la touffe, selon un processus banal chez les herbes cespiteuses.

Deux espèces, *C. chamædendron* et *C. fragilis*, sont à cet égard bien différentes et présentent une organisation caulinare beaucoup plus rare dans la famille : là encore les pousses florifères sont monopodiales, mais le relais sympodial, au lieu d'intervenir latéralement au ras du sol, prend naissance immédiatement sous l'inflorescence qui, par la croissance, se trouve rejetée en position pseudo-latérale; il n'y a plus accroissement

périphérique d'une touffe, mais bien allongement — et ramification — d'une tige aérienne dressée constituée d'une succession sympodiale d'articles. Les bouquets terminaux de feuilles vivantes — relativement maigres dans ces deux espèces — se trouvent ainsi exhaussés notablement au-dessus du sol. Cette architecture particulière se complète d'une spécialisation poussée des feuilles; par le jeu d'une assise d'abscission située juste au-dessus du rétrécissement marquant le passage gaine-limbe (au niveau d'une « zone ligulaire » peu apparente), les limbes foliaires tombent assez vite, laissant des gaines entières, nettement tronquées par l'abscission, densément imbriquées et constituant autour de la tige aérienne un manchon protecteur continu et persistant. Enfin, à l'intérieur de cette carapace, toute une série de racines adventives descendent des aisselles foliaires, assurant à la fois un accroissement notable de la « tige » en diamètre et une consolidation de la vraie tige qui, seule, est trop grêle et faible pour demeurer dressée.

Ces deux curieuses espèces affectent ainsi le port de sous-arbrisseaux aux rameaux cylindriques épais. Ce port inhabituel est réalisé de la même façon et par les mêmes voies évolutives chez des genres sans aucune affinité avec *Costularia*: certains *Bulbostylis* américains, et, en Afrique, l'étonnant *Microdracoides*, étrange faux-arbuste ramifié pseudo-dichotomiquement et pouvant atteindre une hauteur de 1,5 m. C'est également le port habituel de certaines Velloziacées. Chez *Microdracoides*, dont l'architecture est décrite par CHERMEZON (1) et que j'ai pu étudier *in situ* au Cameroun, l'organisation est remarquablement semblable à celle des deux *Costularia*; même structure des axes constitués des tiges véritables grêles, consolidées par un grand nombre de racines adventives, le tout enveloppé par une dense couverture de bases foliaires imbriquées et tronquées, là encore, par la nette abscission des limbes. La seule différence est que, dans ce genre, la tige est réellement monopodiale; les inflorescences sont axillaires, ce qu'atteste la présence, à leur base, d'une minuscule préfeuille bidentée, complètement cachée à la vue, et qui ne semble pas avoir été signalé jusqu'ici dans les descriptions du genre.

Pour CHERMEZON, *Microdracoides* est « sans doute très ancien »; son opinion est apparemment fondée à la fois sur la morphologie « aberrante », l'isolement taxonomique et la répartition très disjointe de ce genre monotypique. De fait, en présence d'un peuplement de *Microdracoides*, on ne peut s'empêcher de l'imaginer comme un « survivant d'un autre âge ». Pourtant, si l'on veut bien refouler cette impression très subjective, il faut bien admettre que les caractères présentés tant par *Microdracoides* que par les autres genres pseudodendroïdes correspondent bien plus à des spécialisations poussées convergeant à un essai architectural nouveau pour la famille, qu'à des traits primitifs parvenus jusqu'à nous à la faveur de la survivance accidentelle d'un « fossile vivant ». *Microdracoides* n'est pas un taxon tellement isolé; par les caractères de l'inflorescence, il est très proche, voire indiscernable, de ses voisins *Afrotrilepis* et *Coleochloa* (J. RAYNAL, 15). Sa particularité, sur le plan inflorescentiel, est la diécie, caractère rarement réalisé dans la famille et, dans le cas présent, résultant visiblement d'une évolution à partir des inflorescences monoïques de type *Afrotrilepis*.

Dans le cas des deux *Costularia* pseudodendroïdes néo-calédoniens, que KÜKENTHAL réunit à des espèces malgaches dans un sous-genre *Chamædendron*, il semble que cet auteur ait été lui aussi influencé par la même impression subjective; il considère *Chamædendron* comme la fraction primitive du genre, probablement en raison, là encore, à la fois de l'organisation étrange et de la disjonction géographique de ce groupe. Sur ce dernier point, disons tout de suite que l'espèce malgache *Costularia brevifolia* Cherm., si elle affecte superficiellement le même port que les *Chamædendron* néo-calédoniens, n'a pas à mon avis d'affinité évidente avec les espèces néo-calédoniennes; son anatomie foliaire ressemble plus à celle d'autres espèces malgaches qu'à celle de *C. chamædendron*. Quand on examine le degré d'évolution des deux *Chamædendron* néo-calédoniens parmi l'ensemble des *Costularia*, il semble qu'ils occupent une position terminale, et non radicale (voir plus loin). En bref, je pense que le port pseudodendroïde, tant dans ce genre que dans l'ensemble des Cypéracées et même de familles voisines, ne traduit aucunement la persistance d'un état primitif à travers des espèces relictuelles, mais, bien au contraire, exprime le résultat d'une évolution convergente très poussée.

B. FEUILLES

1. PHYLLOTAXIE

L'insertion des feuilles n'a été mentionnée, par KÜKENTHAL (12) que pour différencier — à tort — *C. falcifolius* de *C. xyridioides*. Cette espèce est en effet sans doute celle qui montre de la façon la plus évidente une insertion en double hélice de feuilles aux bases densément imbriquées. Le pas de cette hélice, vraisemblablement fonction de la vitesse de croissance de la tige et, partant, des conditions trophiques du milieu, est très variable; la différence entre les hélices redressées de *C. xyridioides*, plante des marais de la Plaine des Lacs, et celles, très surbaissées, de *C. falcifolius*, qui habite les pentes rocailleuses, ne résiste pas à l'examen, tous les états intermédiaires se rencontrent.

Par contre la constance absolue de l'insertion *spirodistique*, non seulement chez *C. xyridioides*, mais dans tout un groupe d'espèces — la majorité du genre *Costularia* — en fait un critère très intéressant. Le reste du genre présente avec la même constance une insertion *spirotristique*. Ce caractère, d'observation malaisée en herbier, est par contre d'étude très facile sur le terrain; il suffit de sectionner transversalement une souche un peu au-dessus de la base pour obtenir une vue saisissante des insertions foliaires (Pl. 2).

Nous verrons plus loin que ce caractère, déjà très intéressant à lui seul, voit son importance considérablement renforcée par l'existence d'une corrélation absolue avec un autre caractère végétatif important et totalement indépendant.

Il peut être intéressant de comparer ces deux types de phyllotaxie



Pl. 2. — Sections transversales de touffes vivantes montrant les insertions foliaires; *en haut*, subgen. *Lophoschenus*, feuilles spirotristiques; 1, *Costularia sylvestris*; 2, *C. breviseta*; 3, *C. pubescens*; 4, *C. comosa*. — *en bas*, subgen. *Costularia*, feuilles spirodistiques; 5, *C. stagnalis*; 6, *C. nervosa*; 7, *C. fragilis*; 8, *C. chamaedendron* (Photos J. RAYNAL).

« foliaire » à l'organisation de l'épillet, constamment *orthodistique* dans tout le genre *Costularia*. En d'autres termes, le nombre d'hélices foliaires est constamment 2 dans certaines espèces, alors que d'autres en ont 3 dans la partie végétative, réduites à 2 dans l'inflorescence. La signification évolutive de cette différence n'est pas certaine, bien que la tristichie, si répandue dans la famille, puisse être probablement considérée comme plus primitive.

2. GAINES FOLIAIRES

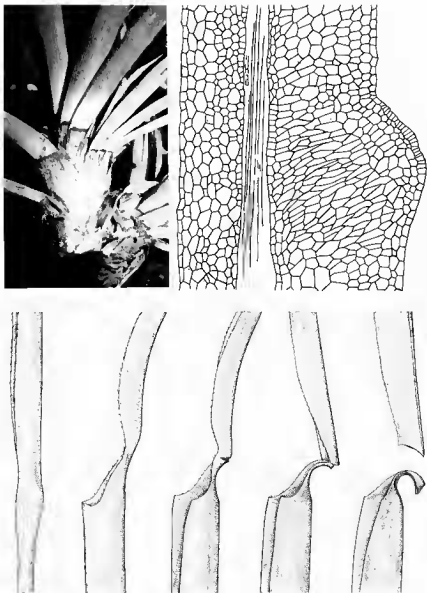
KÜKENTHAL (12) a tiré des gaines foliaires plusieurs caractères: leur tendance à rester entières ou au contraire à se dilacérer avec l'âge, et l'importance du rétrécissement au niveau du passage gaine-limbe. Ces caractères, certes, présentent différents états, mais n'ont probablement pas l'importance taxonomique que KÜKENTHAL leur accorde en les faisant participer à la division en sous-genres. Ainsi, plusieurs espèces, telles *C. comosa*, ont des gaines qui se dilacèrent très vite en fibres chevelues noires; mais l'espèce affine *C. pubescens* a des gaines plus solides, ne se désorganisant, irrégulièrement, que tardivement. Cette capacité est, en fait, sous l'étroite dépendance de la structure anatomique (voir plus loin).

C. xyridioides a des gaines non seulement brusquement élargies à la base du limbe, mais encore munies d'épaulements arrondis ou même d'oreillettes aiguës. C'est sans doute pourquoi KÜKENTHAL a classé cette espèce dans le subgen. *Chamaedendron*, bien qu'elle n'affecte aucunement le port pseudodendroïde.

Au niveau du passage gaine-limbe, j'ai déjà mentionné, pour les deux espèces vraiment pseudodendroïdes, l'existence d'une assise d'abscission transversale régulière, qui se signale même sur la feuille jeune, à l'extérieur, par une sorte de subérisation en taches. Cette zone apparaît également sur les coupes longitudinales (Pl. 3).

Chez *C. chamaedendron* cette assise fonctionne de façon très originale (Pl. 3): au cours de l'accroissement en diamètre de la rosette foliaire terminale, dû à la poussée des feuilles plus jeunes, la gaine manifeste très vite une tendance à s'enrouler vers l'extérieur; le limbe, par contre, demeure obstinément vertical; de ce fait, il se forme très vite, au niveau de la zone d'abscission, un pli qui s'accroît et finit par provoquer une cassure d'abord de la face dorsale puis de l'ensemble du limbe.

Chez *C. fragilis*, par contre, le limbe, beaucoup plus court, suit la gaine dans son mouvement, et se trouve ainsi étalé horizontalement ou même un peu réfléchi; l'abscission est plus tardive, ce qui explique sans doute le nombre plus grand de feuilles vivantes par rosette dans cette espèce (Pl. 3).



Pl. 3. — Abscission du limbe foliaire : *en haut*, *Costularia fragilis*; *à gauche*, vue de la rosette foliaire; la zone d'abscission correspond à la bande transversale plus colorée, à la limite gaine-limbe; *à droite*, coupe longitudinale de cette zone montrant les recloisnements affectant toute la partie ventrale du bourrelet ligulaire. — *en bas*, phases du processus d'abscission chez *C. chamaedendron* au cours de la croissance de l'axe végétatif.

3. LIMBE FOLIAIRE

— PORT.

Dans la majorité des espèces néo-calédoniennes, les feuilles ont le port habituel dans la famille : ascendantes à leur base, elles s'incurvent avec le mélange de raideur et de souplesse caractéristique des Cypéracées, et laissent leur longue pointe fine retomber obliquement. Quelques espèces font toutefois exception : *C. fragilis*, avec ses feuilles courtes en rosette \pm horizontale, et *C. chamædendron*, *xyridioides*, *neocaledonica*, avec des limbes raides dressés, à face supérieure turgescente (voir la description anatomique).

— LONGUEUR ET FORME DE L'APEX.

La longueur du limbe varie fortement, au sein d'une même espèce, en fonction de la vigueur des individus ; c'est donc un caractère assez peu utilisable pour la distinction et la détermination des espèces. La seule qui, à cet égard, se distingue vraiment, est *C. fragilis*, dont les limbes courts ne dépassent pas 13 cm, se situant généralement entre 5 et 10 cm.

D'autres espèces ont des feuilles assez courtes, mais ne se dissocient pas suffisamment à cet égard des individus chétifs des autres espèces, de telle sorte que le caractère n'est guère utilisable.

La longueur du limbe, cependant, est en partie fonction de la forme de son apex, caractère beaucoup plus fiable : des espèces comme *C. arundinacea*, *C. nervosa*, etc., ont des limbes très longuement atténués en pointe fine ; par contre la plupart des espèces à feuilles plutôt courtes ont un limbe brusquement rétréci en coin obtus ou subaigu, apiculé ou non. C'est le cas des *C. fragilis*, *chamædendron*, *neocaledonica*, *xyridioides*.

— LARGEUR.

C'est encore un caractère fortement variable selon les individus ; mais il varie plus encore avec les espèces, ce qui autorise une utilisation assez large de ce critère. Une espèce a un limbe très étroit, sétacé, ne dépassant pas 1 mm de largeur (*C. setacea*) ; une autre (*C. stagnalis*) a des feuilles étroitement linéaires, larges de 1-3 mm. Une autre, enfin, la seule à habiter le sous-bois des forêts denses humides, montre l'adaptation classique des Cypéracées de ces milieux, à savoir un limbe très large (10-25 mm), vert foncé, à section en M très aplati ; cette feuille ressemble à s'y méprendre à celle d'un *Hypolytrum* ou d'un *Mapania*.

Pour le reste des espèces, les largeurs moyennes présentent des différences très significatives ; mais les valeurs extrêmes se recoupent, de telle sorte que la seule largeur du limbe ne peut servir à un diagnostic certain ; on peut souligner néanmoins que les feuilles de *C. chamædendron*, *fragilis* et *neocaledonica* ne dépassent jamais une largeur de 5 mm, alors que celles de *C. arundinacea*, *brevisetata*, *pubescens* ou *nervosa* se situent très généralement au-dessus de cette valeur.

— MARGES.

Le bord du limbe peut être soit régulièrement cilié-scabre, soit garni de cils plus longs, soyeux, comme chez *C. comosa*, *pubescens* et *stagnalis*. Dans les espèces du groupe de *C. arundinacea* (*C. breviseta*, *C. sylvestris*) les cils scabres ont, vers la base du limbe, tendance à se rassembler en petites touffes distantes, les cils n'étant plus appliqués au bord dans la direction de l'apex, mais dirigés en tous sens.

— SECTION TRANSVERSALE.

La section transversale du limbe fournit des caractères très intéressants; aussi ai-je complété l'examen morphologique habituel par une étude anatomique sommaire: la corrélation est en effet directe entre la structure anatomique des feuilles et leur aspect externe.

Les limbes de nombreuses espèces tendent à s'involuter par la dessiccation; les tensions sont telles que beaucoup d'exsiccata présentent des limbes fendus dans leur longueur, rendant l'observation difficile; l'étude de la section transversale sera donc obligatoirement effectuée sur du matériel soit vivant, soit conservé dans l'alcool, ou, au moins, restauré par immersion dans l'eau bouillante.

La forme même de cette section est intéressante: en V (ou en M chez *C. sylvestris* par rabattement des bords), la section offrira une carène épaissie à la face inférieure. D'autres espèces ont un limbe régulièrement canaliculé, à section en U; d'autres ont des limbes à peu près plans, à section donc elliptique ou quadrangulaire; *C. setacea* enfin a des feuilles à section semi-circulaire.

Les feuilles carénées, en V ou en M, possèdent une nervure médiane très marquée; le faisceau vasculaire correspondant est le plus important. Une espèce à feuilles canaliculées (*C. comosa*) a également une nervure médiane bien distincte, mais la carène est remplacée par une dépression, et le faisceau vasculaire correspondant se distingue par une importance moindre. Dans toutes ces espèces, la face supérieure du limbe est marquée par un étroit sillon, correspondant à une étroite bande de cellules bulliformes suivant la nervure médiane (Pl. 4), de sorte que chez *C. comosa*, la section transversale est étranglée au niveau de la nervure médiane, de façon très caractéristique. Je n'ai retrouvé cet aspect particulier que dans un échantillon (*Schmid 4108*, Mt. Kouakoué) appartenant, semble-t-il, à un taxon inédit, dont la description est différée en l'absence d'un matériel suffisant.

Les autres espèces à limbe canaliculé, plan ou semi-cylindrique ne présentent aucune différenciation de la nervure médiane, qui ne peut être distinguée ni extérieurement ni par l'étude anatomique. Ce caractère est à la fois d'un emploi aisé, tant sur le terrain qu'en herbar, et d'une grande importance à mon avis. En effet il est en corrélation absolue, non seulement en Nouvelle-Calédonie, mais dans l'ensemble du genre *Costularia*, avec le caractère phyllotaxique décrit plus haut: toutes les espèces à nervure médiane distincte (carénée ou non) ont des feuilles tristiques; toutes les espèces à nervure médiane indistincte ont des feuilles distiques.

Cette combinaison de caractères végétatifs ne sépare pas exactement les anciens *Lophoschœnus* des *Costularia*, d'après le découpage de KÜKENTHAL; ce dernier, en effet, fait intervenir un autre caractère (forme du fruit) qui varie parallèlement, mais non en coïncidence; il serait néanmoins très plausible de distinguer, sur la base de cette importante corrélation de caractères, les deux genres, en redéfinissant leurs limites. Je n'ai pas opté pour cette solution, et en donnerai les raisons plus loin; mais il demeure que les deux groupes d'espèces séparés par ces caractères foliaires ont une importance taxonomique, et sans doute phylogénique, indéniables, démontrée d'ailleurs par l'estimation objective des affinités entre espèces (voir plus loin).

— PILOSITÉ.

KÜKENTHAL, à la suite d'autres auteurs, a considéré les feuilles de *C. comosa* comme normalement pubescentes; il a même distingué une var. *glabrescens* qui se trouve être, en fait, le véritable *C. comosa*. Ce dernier n'a de pubescent que les bords ciliés du limbe et, à la face supérieure, le sillon marquant la nervure médiane.

Cette confusion résulte de l'existence d'une espèce bien distincte, mais à certains égards intermédiaire entre *C. comosa* et *C. arundinacea*; c'est sous ces deux noms que KÜKENTHAL répartit d'ailleurs les cinq spécimens alors connus de ce taxon que je distingue aujourd'hui sous le nom de *C. pubescens*. En effet, le trait le plus immédiatement visible de cette espèce est la pubescence soyeuse qui couvre toute la face inférieure du limbe, et gagne dans certains échantillons la face supérieure. Étant donné la variabilité habituelle du critère de pubescence, il est normal que les auteurs ne l'aient pas pris en considération; pourtant, dans le cas présent, ce caractère est stable, en corrélation avec d'autres, indépendants, tirés du limbe foliaire (caréné) ou de l'inflorescence (épillets plus courts) qui concourent à faire de *C. pubescens* une espèce très bien définie.

Au sein même de cette espèce, la pubescence, qui n'est jamais absente, varie tout de même en quantité et en étendue; cette variation n'est pas anarchique: les spécimens de la moitié orientale de l'aire ont des limbes glabres à la face supérieure, alors que ceux de la moitié occidentale ont des limbes plus densément villeux, à face supérieure poilue, les feuilles pouvant, dans les cas extrêmes, être entièrement grisâtres. Il y a certainement un rapport entre cette variation intraspécifique et sa répartition géographique, rapport dont il convient d'approfondir l'étude avant de définir des entités taxonomiques formelles.

— TEXTURE DE LA FACE SUPÉRIEURE.

La surface du limbe peut, à la face supérieure, être lisse ou rugueuse, plane, creusée de sillons longitudinaux séparant de fausses « nervures » (*C. nervosa*), ou encore bombée-turgide (*C. fragilis*, *C. xyridioides*). Il semble que l'aspect si caractéristique des feuilles de *C. nervosa* ne doive rien aux véritables nervures, mais résulte d'épaississements longitudinaux d'une croûte épidermique siliceuse. Par contre la turgescence de la face

supérieure est liée au développement d'un hypoderme parenchymateux. Dans ces espèces la surface du limbe est souvent marquée en creux par l'empreinte de la feuille suivante plus jeune; cela s'observe aisément chez *C. xyridioides*, *C. chamædendron*.

— ANATOMIE¹.

Comme il a été dit plus haut, l'étude anatomique, sommaire, ne porte que sur des coupes transversales de limbe, et n'a cherché qu'à définir la répartition des tissus, sans entrer dans un détail descriptif poussé.

— *Cellules bulliformes*

Elles existent, au niveau de la nervure médiane, lorsque celle-ci est individualisée (donc dans les espèces à feuilles tristiques). Ce sont des cellules plus hautes et plus étroites que les cellules épidermiques normales; elles semblent correspondre, au niveau de la nervure médiane, à un doublement ou un triplement, selon les espèces, de l'assise épidermique. Chez *C. comosa*, les cellules les plus hautes constituent l'assise externe; il en est de même chez *C. pubescens*; chez *C. arundinacea*, *breviseta* ou *sylvestris*, l'assise externe est par contre peu différente de l'épiderme, les deux assises sous-jacentes étant constituées de cellules plus hautes (Pl. 4).

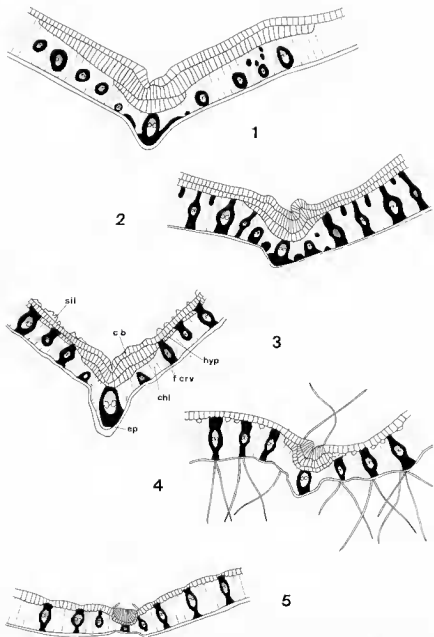
— *Hypoderme*

Dans beaucoup d'espèces existe, sous l'épiderme ventral, un parenchyme non chlorophyllien; parfois totalement absent (*C. setacea*, *C. comosa*, *C. sylvestris*), il peut être réduit à une assise unicellulaire discontinue (*C. pubescens*, *C. arundinacea*, *C. stagnalis*) ou continue (*C. breviseta*, *C. nervosa*, *C. xyridioides*); enfin, chez trois espèces à feuilles épaisses, un peu charnues (*C. chamædendron*, *C. fragilis*, *C. neocaledonica*), l'hypoderme prend un grand développement, occupant toute la moitié supérieure de la section (Pl. 5). Chez *C. xyridioides* la turgescence de la face supérieure semble due plus à l'épiderme lui-même, à grandes cellules, qu'à l'hypoderme.

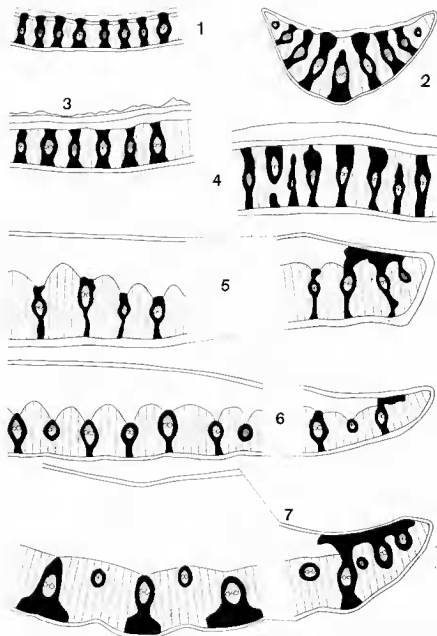
L'échantillon Schmid 4108, qui, je l'ai dit, représente probablement un taxon inédit, possède également un hypoderme très développé, bien qu'il semble entrer dans le groupe de *C. comosa*.

1. Dans le récent traité de METCALFE (13) sur l'anatomie des Cyperacées, les genres *Costularia* et *Lophoschonus* sont traités séparément; la révision de KÜKENTHAL a été ignorée; il n'est même pas fait mention d'une quelconque affinité des deux genres. Ceci est d'autant plus regrettable que des espèces aussi affines que *C. pilsepala* (Sied.) Kern et *C. arundinacea* (Sol. ex Vahl) Kük. sont traitées respectivement dans chacun des genres (pp. 172, 353).

A propos de *C. arundinacea*, METCALFE (p. 356) note une divergence entre ses propres observations et celles de KAPPAHN; ce dernier a décrit un hypoderme à 1-2 assises que METCALFE ne retrouve pas. L'explication est simple: KAPPAHN a raison; quant à METCALFE, il a étudié et décrit le spécimen *Franc 2136* (K! P! G!) qui, au moins dans les herbiers de Kew et Paris, est en réalité un *C. comosa* (C. B. Cl.) Kük. De fait, sa description correspond exactement avec mes propres observations sur d'autres spécimens de cette espèce, dont les feuilles ne possèdent, en effet, pas d'hypoderme, et montrent le sillon abaxial, au niveau de la nervure médiane, que décrit METCALFE.



Pl. 4. — Sections transversales de limbes foliaires de *Costularia* subgen. *Lophoschemus* : 1, *C. sylvestris* (Raynal 16622); 2, *C. breviseta* (Raynal 16615); 3, *C. arundinacea* (Jaffré 983); 4, *C. pubescens* (Raynal 16633); 5, *C. comosa* (Raynal s.n., mat. alcool, Mt. Koghis).— ep., épiderme; sil., dépôts siliceux en surface; c.b., cellules bulliformes; hyp., hypoderme; chl., chlorenchyme; f. cr. v., faisceaux cribro-vasculaires.



Pl. 5. — Sections transversales de limbes foliaires de *Costularia* subgen. *Costularia* : 1, *C. stagnalis* (Raynal 16476); 2, *C. setacea* (Raynal 16632); 3, *C. nervosa* (Raynal s.n., mat. alcool, La Madeleine); 4, *C. xyridioides* (Raynal s.n., mat. alcool, La Madeleine); 5, *C. chamædendron* (Mc Kee 12699); 6, *C. fragilis* (Raynal 16478); 7, *C. neocaledonica* (Schmid 4105).

— *Chlorenchyme*

De type eucypéré (non rayonnant autour des faisceaux vasculaires, qui sont dépourvus de gaine chlorophyllienne) le chlorenchyme occupe l'espace compris entre l'épiderme supérieur ou l'hypoderme et l'épiderme inférieur; il est fréquemment lacuneux, mais jamais au degré observé dans des espèces malgaches, où il se borne à tapisser les parois de grandes cavités.

Chez *C. neocaledonica* les cellules du chlorenchyme et celles de l'hypoderme sont de taille à peu près semblable. Chez *C. chamædendron* et *fragilis*, le chlorenchyme est par contre à cellules nettement plus petites.

— *Faisceaux et sclérenchyme*

Les faisceaux vasculaires, répartis tout le long de la section transversale à intervalles équidistants, ne présentent guère de particularités, si ce n'est la plus ou moins grande différenciation, déjà décrite, du faisceau médian. Il est certain que dans le groupe des espèces à faisceau médian différencié, *C. comosa* montre déjà une nette tendance à la réduction de la nervure médiane, qui, si elle reste marquée par des cellules bulliformes adaxiales, ne se traduit plus, à la face inférieure, comme chez *C. arundinacea* et affines, par une carène fortement sclérenchymateuse, mais au contraire par une dépression; le faisceau correspondant est beaucoup plus petit que les autres. Dans l'échantillon problématique *Schmid 4108*, le même phénomène s'observe, mais les cellules bulliformes rappellent plutôt *C. arundinacea*, comme d'ailleurs le bord scabre des feuilles; toutefois, le développement d'un important hypoderme interdit le rapprochement avec l'une ou l'autre de ces espèces.

Le sclérenchyme, dans la plupart des espèces, est essentiellement développé en travées longitudinales reliant les faisceaux aux deux faces; parfois cependant, il est réduit à une gaine périphérique aux faisceaux sans lien avec les épidermes (*C. sylvestris*); dans les espèces à hypoderme épais, le sclérenchyme ne traverse pas cet hypoderme, et n'est relié qu'à l'épiderme dorsal. Parfois enfin des travées supplémentaires non vascularisées alternent régulièrement avec les faisceaux (*C. breviseta*).

Chez *C. chamædendron*, *fragilis* et *neocaledonica*, vers les bords à la face supérieure, les travées sclérenchymateuses se soudent en un épais massif, auquel correspondent des cellules épidermiques à nombreux cônes de silice (Pl. 5).

— *Épiderme dorsal*

C'est l'épiderme stomatifère; il est à peu près semblable à l'épiderme ventral chez les espèces à feuilles distiques; il est au contraire beaucoup plus fin chez les espèces à feuilles tristiques et nervure médiane distincte.

C. TIGE FLORIFÈRE

Dans toutes les espèces la tige florifère est centrale; son aspect pseudo-latéral chez *C. chamædendron* et *C. fragilis* résulte d'une croissance sympodiale de l'axe végétatif érigé.

Il y a peu à dire sur les caractères de la tige; grêle, courte, se désarticulant aisément chez *C. fragilis*, elle peut chez *C. sylvestris* atteindre une hauteur de 3 m, dont 1 m de panicule multiflore. Le profil transversal, variant de subtrigone à cylindrique, n'est pas suffisamment diversifié ni stable pour être utilisé à distinguer les taxons.

FEUILLES CAULINAIRES

La tige florifère porte, entre la rosette basale et les premières bractées inflorescentielles, un petit nombre de feuilles caulinaires de taille décroissante; leur seule particularité réside dans les gaines qui demeurent fermées, sont souvent coriaces et brunes, et qui permettent un examen aisé de la nature de la zone contraligulaire; en général réduite à une brève bordure de cils \pm caducs, elle est parfois développée en languette scarieuse (*C. neocaledonica*).

Chez *C. chamædendron* et *C. fragilis* les feuilles caulinaires ne montrent aucune trace d'abscission, et persistent sur la tige; la différenciation dans ces espèces des deux types de feuilles est un indice supplémentaire de la spécialisation poussée de leurs appareils végétatifs.

CARACTÈRES INFLORESCENTIELS ET FLORAUX

A. INFLORESCENCE

Le schéma général de l'inflorescence est constant et classique: panicule composée étagée, chaque bractée primaire axillant en général plusieurs rameaux secondaires; les ramifications ultimes portent les épillets. Les variations, à l'intérieur de ce modèle, ne portent que sur la plus ou moins grande densité de cette inflorescence et sur le port des rameaux. Certains aspects sont immédiatement utilisables sur le terrain comme en herbier: ainsi les inflorescences grêles et assez pauvres de *C. fragilis* ou de *C. neocaledonica* sont respectivement très caractéristiques de ces espèces; *C. breviseta* se distingue bien de *C. arundinacea* par son inflorescence fastigiée, *C. sylvestris* par sa panicule très longue et fournie à rameaux pendants.

Les bractées sont de plus en plus courtes, de moins en moins foliacées, à mesure qu'on s'approche du sommet de l'inflorescence, ou qu'on passe des rameaux primaires aux ramifications d'ordre plus élevé; les bractées ultimes sont généralement brunes, courtes et souvent aristées.

1. ÉPILLET

La structure de l'épillet est typique des *Cladieux* : glumes bien distiques, de taille croissante, en nombre variable (généralement 5-10); les deux glumes subterminales seules axillent des fleurs. La fleur supérieure au moins, mais souvent aussi l'inférieure, sont ♀; dans d'autres cas la fleur inférieure est ♂. Il y a probablement une tendance évolutive à la séparation des sexes, car chez *C. fragilis* les étamines de la fleur inférieure ♂ sont constamment plus grandes que celles de la fleur supérieure, ♀ mais peut-être fonctionnellement ♀. L'épillet est toujours terminé, au-dessus des fleurs, par une dernière glume stérile, de taille réduite.

L'épillet offre des caractères taxonomiquement utilisables : en premier lieu sa taille, qui varie d'environ 3-4 mm chez *C. chamaedendron* et *C. fragilis* à 8-11 chez *C. setacea*. Cette taille restant sujette à des variations individuelles non négligeables, il est prudent de n'utiliser ce critère qu'en association avec d'autres; il faut tout de même noter son utilité pour séparer, par exemple, *C. pubescens* et *C. comosa*, ou encore *C. arundinacea* et *C. breviseta* dans des échantillons incomplets.

De par la forme même de ses glumes, l'épillet peut paraître caréné, comprimé (*C. breviseta*) ou au contraire renflé, toruleux (*C. arundinacea*). Des différences de coloration ont été utilisées par KÜKENTHAL comme critère différentiel; mais les différences invoquées sont du domaine de la variabilité individuelle en fonction de facteurs du milieu tels que l'éclairément; ainsi les épillets de *C. daenikeri*, foncés, ne diffèrent en rien de bien des échantillons de *C. arundinacea*, particulièrement ceux récoltés en altitude. Il en est de même pour ceux de *C. falcifolius*. Tout au plus doit-on noter la nuance plus rosée ou violacée qui caractérise, par rapport à *C. arundinacea*, les épillets de *C. breviseta*, la couleur fauve clair de ceux de *C. setacea* contrastant avec le brun-rouge des épillets de *C. stagnalis*, enfin la large tache violet foncé qui marque les glumes de *C. neocaledonica*. De toute évidence, ces caractères, s'ils aident à la reconnaissance rapide des espèces, ne peuvent être considérés comme décisifs.

2. GLUMES

La forme des bractées florales, ou glumes, varie en fonction du plan même de l'épillet de *Costularia* : courtes, ovales, ± aiguës ou aristées à la base, elles s'allongent progressivement, devenant au sommet lancéolées-subaiguës. Il est donc difficile de tenir compte de ces formes dans la distinction des espèces; la forme arrondie du sommet des glumes de *C. chamaedendron* et *C. fragilis* mérite cependant une mention.

Le profil transverse des glumes dépend de la nervure médiane, plus ou moins marquée et carénée (différence déjà signalée entre *C. arundinacea* et *breviseta*).

La surface des flancs est le plus souvent lisse, terne ou brillante, pourvue ou non vers le sommet d'aspérités scabres, ou encore poilue (*C. pubescens*). Trois espèces présentent un caractère intéressant (*C. fragilis*, *nervosa*,

xyridioides) : les rangs transversaux de cellules épidermiques sont séparés par des épaissements en crêtes ondulées, visibles à la loupe et rendant la surface chagrinée. C'est un caractère rare sur des glumes, mais couramment observé sur des épidermes d'akènes (*Pycreus*, *Rhynchospora*, etc.).

B. FLEUR

1. SOIES HYPOGYNES

Le genre *Costularia* est caractérisé par la présence constante, à la base de la fleur, de six pièces hypogynes ciliées; il n'est pas dans mon intention de discuter ici la nature morphologique de ces pièces; seuls seront considérés les caractères qu'elles peuvent fournir.

— LONGUEUR

Ce n'est pas tant la longueur absolue des soies qui nous intéresse, que leur longueur relative par rapport à l'akène. Dans presque toutes les espèces les soies hypogynes sont plus longues que l'akène; elles atteignent suivant les espèces 3-5 mm et dépassent souvent un peu à l'extérieur des glumes; il y a toutefois deux exceptions remarquables, dans lesquelles les soies, beaucoup plus grêles et plus courtes, n'égalent même pas le corps de l'akène, et représentent seulement 40-60 % de sa longueur totale. Dans le premier cas, il s'agit de *C. brevisetia*, dans lequel ce caractère est associé à d'autres, tous bien constants, qui concourent à définir une espèce bien distincte quoique affine de *C. arundinacea*. Le second cas correspond à *C. daenikeri*, espèce décrite par KÜKENTHAL d'après un échantillon récolté sur le Mt. Humboldt. Nous avons vu que les différences de couleur de l'épillet invoquées par KÜKENTHAL ne peuvent être maintenues comme caractère distinctif. Ses soies hypogynes à part, *C. daenikeri* n'est pas distinct d'un *C. arundinacea*. Aucun échantillon semblable n'a été récolté depuis, et ce taxon doit être considéré comme douteux; je le conserve toutefois provisoirement, car dans *Costularia*, au contraire d'autres genres de Cypéracées, les soies hypogynes ne paraissent pas sujettes à de grandes variations individuelles; en outre les soies hypogynes de *C. daenikeri* présentent un autre caractère aberrant :

— FORME.

Ces soies (étudiées anatomiquement par CHERMEZON, 1) sont constituées d'un axe pluricellulaire d'où se détachent des cils. Chez *C. daenikeri* leur base est distinctement élargie, lancéolée; ce caractère se retrouve chez *C. chamædendron*, où la base des soies peut atteindre une largeur de 0,25 mm.

Dans toutes les autres espèces les soies hypogynes sont très progressivement et faiblement épaissies vers la base.

— CILS.

La longueur et la raideur des cils bordant les soies hypogynes sont variables : dans les soies dites scabres ces cils sont raides, très courts (moins

de 50 μ); ce type de soies caractérise *C. arundinacea*, *sylvestris* et *brevisetata*. Toutes les autres espèces ont des soies ciliées ou plumeuses, dont les cils peuvent atteindre une longueur de 1 mm chez *C. comosa*, *nervosa* ou *xylidioides*; cette longueur varie le long de la soie, dans certaines espèces de façon notable; *C. chamædendron* et *C. fragilis* ont ainsi des soies hypogynes beaucoup plus longuement ciliées à la base qu'au sommet.

CHERMEZON (1), à propos de *Microdracoides* (p. 96), s'interroge sur le rôle des soies hypogynes; il ne « pense pas que ces soies jouent un rôle dans la dissémination »; elles lui ont « toujours paru étroitement enveloppées avec l'akène par la glume fertile, ce qui ôte toute prise à l'action du vent ». C'est là — et je ne lui en fais certes aucun reproche — l'opinion d'un botaniste qui n'a pas eu la chance d'observer ces plantes dans la nature. Dans les herbiers, la plupart des spécimens sont en effet soit immatures, soit trop mûrs. Il n'est pratiquement pas possible de conserver un spécimen dans de bonnes conditions au moment de la dispersion de ses fruits mûrs, car les glumes et les akènes tombent alors avec la plus grande facilité. Sur le terrain, il est courant d'observer que, tant chez *Microdracoides* que chez *Costularia* ou d'autres genres munis de telles soies, celles-ci, à maturité, ne restent pas allongées contre l'akène; par un effet mécanique dû certainement à la dessiccation les soies se courbent, se vrillent, leurs poils plumeux s'étalent, créant ainsi à la fois un espace plus grand autour de l'akène et une surface porteuse relativement considérable. Les glumes, en même temps, s'écartent ou tombent; il est très vraisemblable que les soies hypogynes participent ainsi à la fois activement à l'écartement et à la chute des glumes, et passivement à la dispersion par une augmentation notable de la prise au vent.

2. ÉTAMINES

Constamment au nombre de 3, les étamines peuvent voir leur taille varier, au sein d'une espèce, dans d'assez larges limites, surtout lorsque, comme dans *C. fragilis*, apparaît un dimorphisme entre fleurs σ et ξ . On notera toutefois des étamines particulièrement longues, pourvues d'un connectif prolongé en proportion, en longue pointe subulée, chez *C. setacea* et *C. neocaledonica*: les anthères atteignent ici 3-4 mm, contre 1,7-2,8 dans les autres espèces. *C. chamædendron* et *C. fragilis* se signalent par des anthères courtes (1-1,9 mm).

KÜKENTHAL (12) a invoqué des différences de longueur du prolongement du connectif staminal entre ses sous-genres *Lophoschanus* et *Costularia*; il est vrai qu'il accordait au connectif du sous-genre *Chamædendron* une longueur intermédiaire. Les mesures effectuées sur les espèces néo-calédoniennes mettent en évidence une variation \pm en rapport avec la taille même de l'anthère; il semble bien difficile d'attribuer une valeur taxonomique importante à ce caractère, que je n'ai toutefois pas étudié sur les espèces malgaches. CHERMEZON (2) décrit les anthères de ces espèces comme brièvement ou non apiculées, qualificatifs qui ne pourraient guère s'appliquer, en Nouvelle-Calédonie, qu'à *C. chamædendron* et *fragilis*.

3. POLLEN

Il n'a pas été procédé à une étude approfondie des grains de pollen, dont seules les formes et dimensions ont été notées; ils ne paraissent de toute façon pas présenter de grandes variations de structure ni d'ornementation, tout au moins en microscopie photonique. La forme générale des grains est ovoïde-subconique, mais deux espèces ont des grains cylindro-coniques nettement plus étroits (*C. fragilis*, *C. neocaledonica*).

4. STYLE

Le style profondément trifide n'apporte guère de caractères utiles; seul *C. neocaledonica* semble se singulariser par des branches stigmatiques très longues (6 mm).

5. AKÈNE

Dans nombre de genres de Cyperacées l'akène offre des caractères variés de forme, taille et ornementation, dont certains sont suffisamment stables pour fournir de bons critères de détermination. Il faut noter, cependant, que l'état de maturité joue évidemment un rôle très important dans l'aspect présenté par un akène. Chez *Costularia* la maturité complète semble précéder de très peu la dispersion des diaspores, de sorte que les échantillons ne montrent pour la plupart que des akènes immatures ou avortés, ce qui rend les comparaisons parfois malaisées, surtout en ce qui concerne les caractères qui ne se réalisent pleinement qu'à la dernière phase de la maturation (surface de l'akène, relief des côtes, etc.).

On peut distinguer deux types d'akènes, déjà définis par KÜKENTHAL (12) :

— Akène à contour elliptique, à surface lisse sauf tout au sommet scabridule, péricarpe mince \pm translucide, côtes réduites à 3 lignes plus claires sans relief appréciable; stylobase étroite mais non séparée du corps proprement dit qu'elle prolonge, de longueur variable, poilue-scabre.

— Akène à contour ovoïde en coin \pm stipité à la base, faces souvent rugueuses, côtes bien marquées par trois bandes en relief; stylobase large coiffant le sommet de l'akène dont elle se distingue nettement, trigone, angles portant des sillons profondément enfoncés entre deux lèvres et prolongeant les côtes.

Au premier type correspondent les *Costularia* tristiques, plus *C. stagnalis* et *C. setacea*; hors de Nouvelle-Calédonie *C. pillosepala* et *C. hornei* ont des akènes de ce type. Le second type est présenté par le reste des espèces néo-calédoniennes et toutes les espèces malgaches et sud-africaines.

En réalité la distinction n'est pas aussi nette que les descriptions ci-dessus pourraient le faire penser. Chez les espèces malgaches, à l'exception de *C. brevifolia* et *C. laxa*, le péricarpe est osseux, épais de 70-200 μ . Seuls *C. nervosa* et *C. xyridioides*, en Nouvelle-Calédonie, répondent à ce type; les autres espèces possèdent, malgré leur stylobase différenciée et

leurs côtes nettes, un péricarpe encore très mince (25-30 μ). Chez *C. chamædendron* et *C. fragilis* la stylobase répond bien au second type, mais les côtes du corps de l'akène sont peu marquées. Il semble en fait qu'on soit en présence d'une évolution de structure assez continue, dont les termes sont plus nombreux en Nouvelle-Calédonie qu'à Madagascar, tout comme pour l'appareil végétatif. Notons que cette évolution s'exerce parallèlement à celle de l'appareil végétatif, avec seulement un peu de retard, les *C. setacea* et *C. stagnalis*, déjà distiques, ayant un akène de type *C. arundinacea*, encore peu différencié.

Nous avons donc ici la confirmation de l'évolution parallèle de caractères divers au sein d'un groupe, évolution dont tous les termes se rencontrent dans la même région; il n'y a donc pas de raison de considérer ce groupe comme phylétiquement hétérogène; comme aucun changement fondamental ne prend place au cours de cette évolution, il me paraît logique d'adopter la position de KÜENTHAL et de ne considérer dans cet ensemble que le genre unique *Costularia*, quitte à faire des étapes de cette évolution des sous-genres ou des sections.

DÉFINITION DES ESPÈCES

Après cette revue des caractères distinctifs, il n'est pas inutile de justifier de façon plus synthétique la délimitation ici adoptée des espèces et la création de cinq nouveautés.

Quand j'ai entrepris cette révision, les *Costularia* subgen. *Lophoschanus* comptaient selon KÜENTHAL 4 espèces : *C. arundinacea*, *daenikeri*, *comosa* et *stagnalis*. *C. daenikeri* reste, nous l'avons vu, un taxon douteux, non confirmé; ce groupe caractérisé essentiellement par son type d'akène rassemblait donc trois bonnes espèces. Dans le même temps, GUILLAUMIN, après avoir, au début de ses travaux (7), suivi CLARKE en distinguant les *Schanus arundinaceus* et *comosus*, écrivait en 1938 : « Je n'arrive pas à saisir une différence entre *L. comosus* et *L. arundinaceus* Stapf, pas plus, du reste, qu'avec *L. Urvilleanus* Stapf. » (espèce indonésienne aujourd'hui connue comme *Costularia pilisepala* (Steud.) Kern). GUILLAUMIN supprimait alors *L. comosus* de ses clefs (9, 10), ne conservait *C. stagnalis* que pour ses feuilles étroites, et rangeait l'herbier de Paris en conséquence, c'est-à-dire en plaçant la quasi-totalité du groupe sous le nom de *L. arundinaceus*; il y ajoutait d'ailleurs, probablement pour ses feuilles longuement atténuées en pointe, le spécimen *Balansa 1851*, seule récolte alors présente à Paris de mon *C. nervosa*.

Aucune des espèces créées aujourd'hui n'est une découverte récente; toutes avaient été déjà récoltées au moment des révisions de GUILLAUMIN et KÜENTHAL. La permanence d'une telle confusion s'explique assez bien si l'on veut se reporter à cet ensemble de spécimens souvent incomplets et mélangés. Certes, la confusion des *C. comosa* et *arundinacea*, témoignant du peu de foi que GUILLAUMIN accordait aux caractères des soies

hypogynes, pouvait se corriger aisément. Mais, une fois triés les spécimens à soies scabres (les *C. arundinacea* au sens de KÜKENTHAL), il est compréhensible qu'on puisse manquer de noter les corrélations constantes que présentent certains caractères isolément négligeables, et, très logiquement, prendre cet ensemble pour les représentants d'un unique taxon polymorphe. A titre d'exemple, la taille des akènes et de l'épillet départagent bien *C. arundinacea* et *C. sylvestris*; mais *C. breviseta*, aux akènes et épillets grands, mais aux feuilles relativement étroites, comme *C. arundinacea*, peut très bien faire figure d'intermédiaire, et empêcher par sa présence, si d'autres caractères ne viennent pas à la rescousse, de reconnaître les trois espèces mélangées. C'est à dessein que je choisis cet exemple; si je n'avais pas commencé par extraire de cet ensemble les spécimens à soies hypogynes courtes, si d'autre part je n'avais pas observé toutes ces plantes sur le vif, j'aurais peut-être manqué la reconnaissance de trois espèces qui, une fois convenablement triées, sont parfaitement distinctes.

En ce qui concerne *C. pubescens*, il est normal, là encore, que les auteurs ne l'aient pas distingué de *C. comosa*; la pubescence est un critère auquel on accorde souvent peu d'intérêt; cette méfiance est justifiée par les importantes variations intraspécifiques observées, qu'elles soient d'origine génétique ou écologique. Ici pourtant ce caractère s'est révélé en constante corrélation avec d'autres critères plus sûrs, telle la section transversale de la feuille, moins évidents en herbier mais frappants sur le terrain.

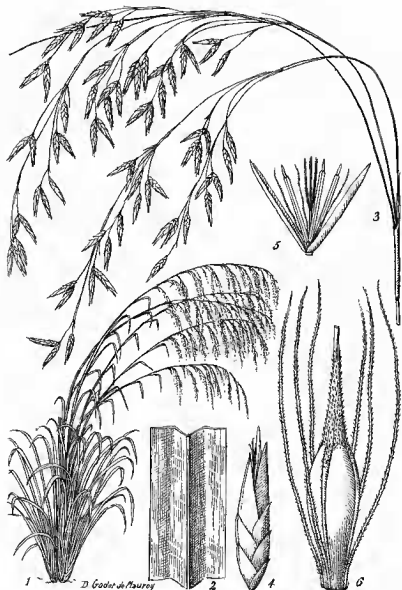
Costularia setacea est une plante encore peu récoltée, bien que déjà COMPTON l'ait rapportée en 1914; ce premier échantillon (non mentionné par RENDLE, 16) avait été d'abord rapproché de *C. comosa*. Pour ses feuilles très étroites, GUILLAUMIN (9) l'identifie comme *C. stagnalis*. C'est bien, en fait, à proximité relative de ces deux espèces que se situe *C. setacea*; mais c'est une espèce parfaitement individualisée par ses feuilles sétacées très scabres, ses épillets très longs, clairs et son akène très longuement rostré.

Enfin, *Costularia nervosa* est immédiatement distincte de *C. xyridioides* par ses feuilles longuement atténuées, canaliculées, à face supérieure marquée de côtes longitudinales simulant une nervation en relief. Pourtant l'analyse des caractères inflorescentiels ne montre que des différences bien minces, et les deux espèces sont, quoique bien distinctes, restées très voisines.

Je résumerai l'ensemble de ces observations dans la clef dichotomique suivante :

CLEF DES *COSTULARIA* NÉO-CALÉDONIENS

1. Feuilles courtes (3-10 cm), obtuses, étalées horizontalement en rosette.
Plante basse à inflorescence grêle divariquée 11. *C. fragilis*
- 1'. Feuilles dressées verticalement, peu nombreuses au sommet de tiges pseudodendroïdes de 2 cm de diamètre couvertes de bases foliaires révo-lutées 10. *C. chamædendron*
- 1". Port différent.
 2. Feuilles à nervure médiane nette, insérées selon trois héliques.



Pl. 6. — *Costularia sylvestris* J. Raynal : 1, vue générale $\times 1/25$; 2, portion de limbe foliaire, face inférieure $\times 1$; 3, inflorescence partielle $\times 1,5$; 4, épillet $\times 6$; 5, fleur $\times 7$; 6, akène $\times 20$ (1-4, 6 d'après J. Raynal & Veillon 16622; 5 d'après Jaffré 402).

3. Feuilles longues de 0,5-1 m, larges de 10-25 mm, vert foncé. Herbe forestière de grande taille; panicule ample à rameaux retombants. Soies hypogynes scabres. Akène long de 3-3,5 mm (bec compris) 1. *C. sylvestris*
- 3'. Feuilles plus courtes, plus étroites, d'un vert plus clair; herbes des maquis et marais ensoleillés.
4. Limbe glabre, scabre aux bords. Soies hypogynes scabres.
 5. Épillet comprimé, long de 7-9 mm, brun violacé; inflorescence fastigiée; soies hypogynes plus courtes que le corps de l'akène 2. *C. breviseta*
 - 5'. Épillet fusiforme long de 4-6 mm, brun ferrugineux; inflorescence non fastigiée; soies hypogynes dépassant l'ensemble de l'akène (bec compris) 3. *C. arundinacea*
- 4'. Limbe pubescent au moins sur toute la face inférieure. Soies hypogynes plumbeuses. Feuilles carénées en dessous .. 4. *C. pubescens*
- 4". Limbe cilié aux bords, pubescent seulement le long de la nervure médiane à la face supérieure. Soies plumbeuses. Feuilles sillonnées en dessous le long de la nervure médiane 5. *C. comosa*
- 2'. Feuilles sans nervure médiane nette, insérées selon deux hélices.
6. Feuilles étroites (1-3 mm) canaliculées, ciliées aux bords. Épillet brun-rouge long de 4,5-6 mm 6. *C. stagnalis*
- 6'. Feuilles sétacées (largeur 0,5-1 mm) semi-cylindriques très scabres. Épillet brun clair long de 8-11 mm 7. *C. setacea*
- 6". Feuilles plus larges.
7. Plantes robustes; feuilles nombreuses en touffe basilaire, inflorescence fournie.
8. Limbe canaliculé, strié en long, scabre, longuement atténué en pointe fine 8. *C. nervosa*
- 8'. Limbe plan, lisse, brillant, en coin obtus ou subaigu brièvement apiculé au sommet 9. *C. xyridioides*
- 7'. Plante grêle; feuilles peu nombreuses, linéaires, dressées, turgidés, à sommet subobtus. Inflorescence très lâche; épillets peu nombreux, glumes à marge blanche et flancs violet foncé 12. *C. neocaledonia*

RÉCAPITULATION DES ESPÈCES

1. *Costularia sylvestris* J. Raynal, *sp. nov.*

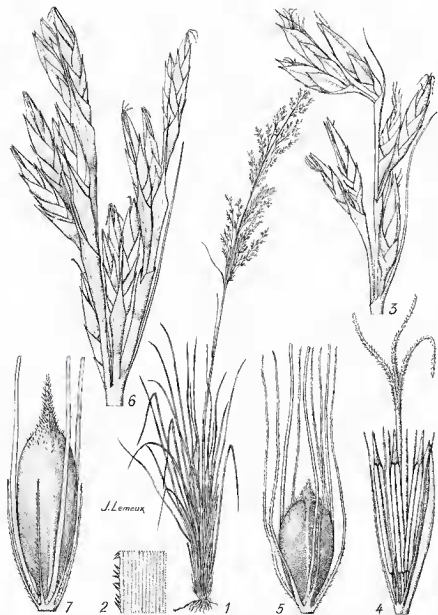
— *Costularia arundinacea* var. *perlaxiflora* Kük., Rep. Sp. Nov. 46 : 65 (1939). — Type : Franc 2172.

Herba valde robusta 1,5-3 m alta, foliis basilaribus atroviridibus 50-100 cm longis, 10-25 mm latis, lamina plana nervo medio carinata. Inflorescentia ampla paniculata composita 50-100 cm longa ramis pendulis numerosis. Spicula ferruginea 5,5-7 mm longa squamis subacutis. Setae hypogynae 4,5 mm longae scaberrulae. Achenium brunneum corpore ellipsoideo lanceolato turgide trigono ca. 2 mm longo, laevi, in rostrum subulatum scabrum 1-1,5 mm longum desinens.

A Costularia arundinacea (Sol. ex Vahl) Kük. statura maxima, foliis duplo latioribus lamina applanata, panicula ampliore, achenio majore longius rostrato praecipue distincta. Vid. tab. 6, p. 360.

TYPE : J. Raynal & J.-M. Veillon 16622, Nova Caledonia, in sylva densa humida loco Mois de Mai vulgo dicto, 6.3.1973, P!

Cette espèce habite exclusivement les forêts denses humides, en lisière ou en sous-bois, le long de la côte est, de la plaine des Lacs au Mt Panié, du niveau de la mer à 1000 m.



Pl. 7. — *Costularia arundinacea* (Sol. ex Vahl) Kük. : 1, vue d'ensemble $\times 1/8$; 2, marge foliaire $\times 4$; 3, inflorescence partielle $\times 4$; 4, fleur $\times 15$; 5, akène $\times 20$ (J-2 d'après Raynal & Jaffré 16508; 3-5 d'après Raynal & Jaffré 16522). — *Costularia breviseta* J. Raynal : 6, inflorescence partielle $\times 4$ (Jaffré 345); 7, akène $\times 20$ (Franc 2134).

2. *Costularia breviseta* J. Raynal, *sp. nov.*

Herba perennis caespitosa ca. 1,5 m alta, foliis basilariibus carinatis (5-)8-15(-18) mm latis. Panicula composita fastigiata 30-40 cm longa, spiculis compressis 7-9 mm longis roseo-brunnescentibus, squamis acutis carinatis. Setae hypogynae tenuissime scaberulae ca. 2 mm longae, achænio breviores. Achæmium corpore ellipsoideo ferrugineo fragili 2,5 mm longo, in rostrum angustum scabrum 1 mm longum desinenti.

Costulariae arundinaceae habitu similis sed panicula fastigiata, spiculis longioribus compressis, achænio longius rostrato et setis hypogyniis achænio valde brevioribus bene distincta. Vid. tab. 7, fig. 4-7, p. 362.

Typus : Jaffré 587, Nova Caledonia, in uliginosis planitie fluminis Rivière Blanche dicti, secus viam ad flumen Rivière Bleue, 18 km a via principali ad urbem Nouméa, 27.12.1971, P!

Maquis sur péridotites, souvent dans les parties humides, de la Plaine des Lacs à Canala.

3. *Costularia arundinacea* (Sol. ex Vahl) Kük.

Rep. Sp. Nov. 46 : 31 (1939).

— *Schœnus arundinaceus* SOL. ex VAHL, *Enum.* 2 : 220 (1805); SOL. ex FORST. F. *Fl. Ins. Austr. Prodr.* : 89 (1786), *nom. nud.*

— *Lophoschœnus arundinaceus* (SOL. ex VAHL) STAPP, *Journ. Linn. Soc.* 42 : 180 (1914).

Maquis ensoleillés ou léger sous-bois, sur sols variés, de 0 à 1500 m, dans toute la Grande Terre sauf sur la côte ouest, et aux Belep. Pl. 7, 1-5, p. 362.

4. *Costularia pubescens* J. Raynal, *sp. nov.*

— *Costularia arundinacea* (SOL. ex VAHL) KÜK. var. *crassicaudex* KÜK., *Rep. Sp. Nov.* 46 : 65 (1939). — *Syntypes* : Däniker 204, 244.

Herba perennis caespitosa 60-160 cm alta; folia basilaria numerosa, 7-16 mm lata, subtus pilis ca. 1 mm longis ± caducis oblecta, supra interdum glabra præter nervum medium, interdum sporse villosa. Nervus medius subtus bene distinctus modice prominens. Caulis saltem basin versus pilosa. Inflorescentia copiosa 30-80 cm alta, spiculis brunneis 4-5 mm longis. Setae hypogynae plumosae 4 mm longae. Achæmium brunneum corpore ellipsoideo 1,8-1,9 mm longo minute apiculato.

A Costularia comosa (C. B. Clarke) Kük. *foliis duplo latioribus subtus pilosis, nervo medio prominenti nec sulcato, spiculis brevioribus præcipue distinguenda. Vid. tab. 8, p. 364.*

Typus : Jaffré 576, Nova Caledonia, in fruticetis saxosis ad pedem orientalem montis Dore dicti prope viam ad pagum Plum, 23.12.1971, P!

Commune dans les maquis rocheux ensoleillés sur péridotites dans la moitié sud de la Grande Terre, au sud d'une ligne Boulinda-Houaïlou.

Les populations à l'ouest de la Tontouta paraissent se singulariser par une pubescence plus fournie envahissant la face supérieure du limbe; cette forme mérite peut-être un statut variétal mais des observations complémentaires sont nécessaires.

5. *Costularia comosa* (C. B. Clarke) Kük.

Rep. Sp. Nov. 46 : 29 (2939).

— *Schœnus comosus* C. B. CLARKE, *Bull. Misc. Inf., Add. ser.* 8 : 44 (1908).

— *Lophoschœnus comosus* (C. B. CLARKE) STAPP, *Journ. Linn. Soc.* 42 : 180 (1914).

Maquis rocailleux sur sols variés des plaines et basses collines; c'est



Pl. 8. — *Costularia pubescens* J. Raynal : 1, vue générale $\times 1/6$; 2, portion de limbe, face inférieure, moitié gauche, $\times 4$; 3, inflorescence partielle $\times 6$; 4, fleur $\times 15$; 5, akene $\times 20$ (1, 3 d'après Jaffré 576; 2 d'après J. Raynal 16633, matériel en alcool; 4 d'après Blanchon 1193; 5 d'après Guillaumin & Baumann-Bodenheim 10718).



Pl. 9. — *Costularia setacea* J. Raynal : 1, vue générale $\times 1/6$; 2, inflorescence partielle $\times 4$; 3, sommet d'un épillet, glumes ôtées sauf la dernière $\times 10$; 4, akène $\times 15$ (1, 2 et 4 d'après *Mc Kee 24814*; 3 d'après *Raynal & Mc Kee 16632*).

l'espèce la plus répandue, depuis l'île des Pins jusqu'aux Belep, sans hiatus apparent malgré des récoltes encore trop éparées.

6. *Costularia stagnalis* (Dän.) Kük.

Rep. Sp. Nov. 46 : 30 (1939).

— *Lophoschænus stagnalis* DÄNIKER, Mitt. Bot. Mus. Univ. Zürich 142 : 79 (1932).

Maquis herbeux sur sols hydromorphes de la Plaine des Lacs. C'est l'espèce la plus étroitement localisée.

7. *Costularia setacea* J. Raynal, sp. nov.

Herba caespitosa perennis 0,4-0,9 m alta, foliis numerosis setaceis semiteretibus 0,5-1 mm latis scaberrimis. Inflorescentis paniculata fastigiata paucispiculata 15-35 cm longa. Spicula 8-11 mm longa ochracea. Stamina 3-3,5 mm longa connectivo longe producto subulato. Setæ hypogyne plumosæ 4-5 mm longæ. Achæmium anguste ellipsoideum, corpore toruloso translucenti 3,5 × 0,7 mm in rostrum acutum scabrum 1,5 mm longum producto.

A Costularia stagnali (Dän.) Kük. foliis duplo angustioribus haud canaliculatis scaberrimis nec ciliatis, spicula fere duplo longiore, achænio longiore longe rostrato bene distincta. Vid. tab. 9, p. 365.

Typus : J. Raynal & McKee 16632, Nova Caledonia, ad saxa prope rivulum circa mediam partem vallis fluminis Tontouta dicti, haud procul fodinam Liliæne dictam, altitudine 100 m, 9.3.1973, P!

Rocailles péridotiques, 100-600 m; actuellement connue de 4 récoltes s'inscrivant entre les deux côtes et les méridiens Thio-Tontouta et Nouméa-Mt. Humboldt.

8. *Costularia nervosa* J. Raynal, sp. nov.

Herba caespitosa perennis 80-120 cm alta. Folia basilaria numerosa spirodisticha vaginis dense spiraliter imbricatis; lamina coriacea arcuata 30-60 cm longa, 4-10 mm lata, apice in caudam setaceam scaberrimam longe attenuata, canaliculata, margine scabra, faciebus longitudine sulcatis asperis. Inflorescentia paniculata multiflora, 40-60(-80) cm longa, ramis primariis 4-6-nis. Spiculæ 5,5-7,5 mm longæ, squamis fulvis ± purpureo-maculatis, minute rugosis. Setæ hypogyne longe plumosæ. Achæmium ovoideum stipitatum osseum, 2-2,8 × 1,5-2 mm, styli basi mitrata apiculata, 0,9 × 0,9 mm.

A C. xyridioides proxima, foliis acutatis canaliculatis sulcatis asperis longe attenuatis, spiculis brevioribus præcipue distincta. Vid. tab. 10, fig. 6-9, p. 367.

Typus : J. Raynal & T. Jaffré 16474, Nova Caledonia, in fruticetis collium secus flumen Rivière des Lacs dictum, haud procul rivum Creek Pernod dictum, 28.9.1971, P!

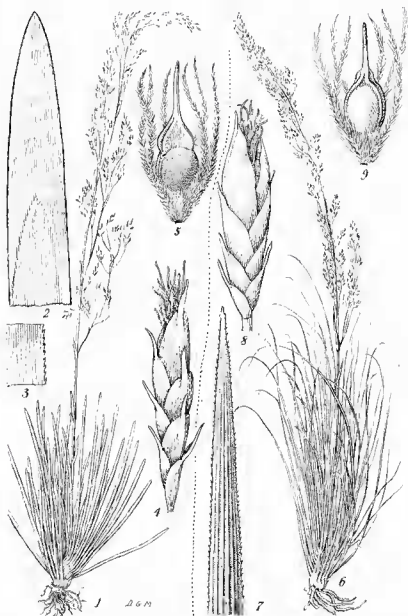
Maquis ensoleillés sur péridotites; aire principale dans le sud, de la Plaine des Lacs à Kouaoua; une aire secondaire le long de la côte nord-ouest (Koniambo, Kaala), avec des spécimens montrant des caractères légèrement différents, méritant peut-être un rang variétal.

9. *Costularia xyridioides* (Dän.) Kük.

Rep. Sp. Nov. 46 : 25 (1939) ('*xyridioides*').

— *Schænus xyridioides* DÄNIKER, Mitt. Bot. Mus. Univ. Zürich 142 : 61 (1932).

— *Lophoschænus xyridioides* (DÄN.) GUILLAUMIN, Bull. Mus. Nat. Hist. Nat., ser. 2, 6 : 200 (1935).



Pl. 10. — *Costularia xyridioides* (Dän.) Kük. : 1, vue générale $\times 1/6$; 2, sommet de feuille montrant l'empreinte de la feuille voisine $\times 2$; 3, marge foliaire $\times 8$; 4, épillet $\times 6$; 5, akène $\times 8$ (1-5 d'après *Baumann-Bodenheim 16078*). — *Costularia nervosa* J. Raynal : 6, vue générale $\times 1/6$; 7, sommet de feuille $\times 8$; 8, épillet $\times 6$; 9, akène $\times 8$ (6-9 d'après *Raynal & Jaffré 16474*).

- *Lophoschanus falcifolius* DÄNIKER, l.c. : 77 (1932), *syn. nov.* — Type : Däniker 551.
— *Costularia falcifolia* (DAN.) KÜK., l.c. : 26 (1939).

Maquis sur péridotites, 0-1 400 m, à l'est de la chaîne du Humboldt. Les spécimens des régions hautes, à feuilles plus courtes, arquées, sur lesquels DANIKER fondait son *Lophoschanus falcifolius*, ne méritent pas une distinction spécifique et ne représentent vraisemblablement qu'un accommodat des pentes élevées. PL. 10, 1-5, p. 367.

10. *Costularia chamædendron* (Guillaumin) Kük.

- Rep. Sp. Nov. 46 : 24 (1939).
— *Lophoschanus chamædendron* GUILLAUMIN, Bull. Mus. Nat. Hist. Nat., ser. 2, 6 : 199 (1935).

Maquis sur péridotites, de 0 à 1000 m; assez abondant dans les montagnes bordant la côte est entre Canala et Houailou, et dans l'intérieur jusqu'au Mé Ori. Cette espèce au port étrange peut former des peuplements purs dans les dolines argileuses temporairement inondables des plateaux karstiques de ce secteur, mais forme également des colonies sur des pentes à sol très érodé et végétation très ouverte.

11. *Costularia fragilis* (Dän.) Kük.

- Rep. Sp. Nov. 46 : 23 (1939).
— *Lophoschanus fragilis* DÄNIKER, Mitt. Bot. Mus. Univ. Zürich 142 : 78 (1932).

Rocailles et maquis steppiques, 0-1400 m, à l'est de la chaîne du Humboldt.

12. *Costularia neocaledonica* Rendle

- Journ. Linn. Soc., Bot. 45 : 261 (1921).
— *Lophoschanus montis-fontium* GUILLAUMIN, Mém. Mus. Nat. Hist. Nat. Paris, Bot. 8 : 31 (1957), *syn. nov.* — Type : Hürlimann 3017.

Forêts d'altitude sur péridotites, 750-1100 m; localisée à la chaîne du Humboldt, du Mt Humboldt à la Montagne des Sources.

ESPÈCES DOUTEUSES :

Costularia daenikeri Kük., Rep. Sp. Nov. 46 : 31 (1939).

Connue du seul spécimen-type, provenant des pentes du Mt Humboldt, dont les akènes immatures sont entourés de soies hypogynes courtes à base élargie. Ne diffère pas autrement de *C. arundinacea* (Sol. ex Vahl) Kük.

Costularia sp. A.

Taxon vraisemblablement nouveau, mais représenté par un spécimen très pauvre (*Schmid 3108*, Mt Kouakoué); les épillets trop jeunes ne permettent pas d'observer les soies hypogynes; les feuilles rappellent par

certains caractères *C. arundinacea* et *C. comosa*, mais la présence d'un hypoderme développé occupant presque la moitié de la section transversale est un caractère jusqu'ici totalement absent de ce groupe d'espèces.

ESPÈCES À EXCLURE :

1. *Costularia guillauminii* (Kük.) Guillaumin

Tricostularia guillauminii (Kük.) J. Raynal, *comb. nov.*

= *Schœnus guillauminii* Kük., Rep. Sp. Nov. 44 : 95 (1938).

— Type : Franc 2171. Espèce voisine mais distincte de la suivante.

2. *Costularia paludosa* (R. Br.) C.B.Cl. = *Tricostularia paludosa* (R. Br.) Benth.

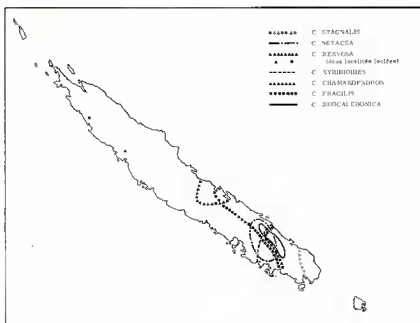
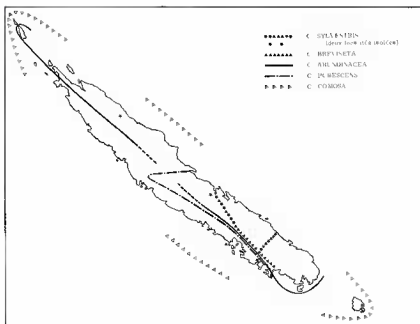
3. *Lophoschœnus neocaledonicus* (C. B. Cl.) Pfeiff. = *Schœnus neocaledonicus* C. B. Cl.

ÉCOLOGIE ET BIOGÉOGRAPHIE

Les *Costularia* sont l'un des éléments importants des paysages de maquis; la plupart des espèces sont liées aux sols sur péridotites; seules *C. arundinacea* et *C. comosa* acceptent d'autres substrats et, en conséquence, occupent les aires de répartition les plus vastes.

La concentration des péridotites principalement dans le sud de l'île est sans aucun doute une raison directe des répartitions observées. On reste néanmoins surpris du déséquilibre entre les moitiés nord et sud de l'île quant au nombre d'espèces; en effet, sur les 12 espèces bien définies énumérées ci-dessus, toutes existent au sud d'une ligne Houailou-Pouembout; quatre espèces seulement ont été récoltées au nord de cette ligne (Pl. 11).

Certaines espèces semblent marquer une préférence pour les formations d'altitude; cette préférence est même exclusive pour *C. neocaledonica*, qui ne descend pas au-dessous de 700 m. *C. fragilis* et *C. chamædendron* semblent eux aussi plus abondants en altitude qu'en plaine, où ils descendent toutefois. La région située entre le massif du Humboldt et la Plaine des Lacs jouit d'une particulière richesse en espèces, sans doute liée à l'abondance des péridotites et à la variété des biotopes, mais résultant probablement aussi d'un passé lointain; onze des douze espèces s'y côtoient — apparemment sans s'hybrider — seul *C. chamædendron* fait défaut, à l'écart dans les montagnes de Canala-Houailou. On ne peut s'empêcher d'assimiler ce centre remarquable d'abondance à un berceau de spéciation; d'autre part les péridotites ne sont pas très anciennes, tertiaires, semble-t-il, et ce fait vient en contradiction avec l'hypothèse d'un berceau qui, étant donné l'aire extrêmement disjointe du genre *Costularia*, devrait être beaucoup plus ancien. C'est là un mystère dont la clef nous échappe aujourd'hui; seule l'accumulation de faits biogéographiques précis concernant les éléments les plus divers de la flore néo-calédonienne pourra peut-être permettre de proposer quelque solution inédite.



Pl. 11. — Répartitions géographiques des espèces néo-calédoniennes de *Costularia* : en haut, subgen. *Lophoschenus*. — en bas, subgen. *Costularia*.

RELATIONS ENTRE LES ESPÈCES

Quoique limitant cette étude à la fraction néo-calédonienne du genre *Costularia*, j'ai voulu tenter d'estimer les distances relatives entre espèces par une méthode qui ne doit rien ni à la classification existante ni à des préjugés personnels. Cette petite étude de taxonomie numérique a porté sur 27 caractères, notés sur les 12 espèces étudiées, *C. daenikeri* étant laissé de côté. A partir de la matrice de données ainsi obtenues, les distances taxonomiques moyennes entre espèces ont été calculées pour chaque couple d'espèces selon la formule classique :

$$D_{jk} = \sqrt{\frac{\sum_{i=1}^{i=n} (x_{ij} - x_{ik})^2}{n}}$$

LISTE DES CARACTÈRES UTILISÉS :

Le numéro des caractères correspond aux colonnes de la matrice des données de la table 12.

1. Port.
 0. Touffes cespiteuses.
 1. Tige dressée en faux-tronc couvert de gaines.
2. Insertion des feuilles.
 0. Sur trois rangs.
 1. Sur deux rangs.
3. Port des feuilles.
 0. Dressées.
 1. Arquées-retombantes.
 2. Étalées horizontalement.
4. Longueur des feuilles.
 0. Au moins 15 cm.
 1. 5-13 cm.
5. Largeur des feuilles.
 0. Moins de 1 mm.
 1. 1-3 mm.
 2. (3-)5-10(-18) mm.
 3. (10-)15-25 mm.
6. Section du limbe.
 0. Plane.
 1. Semi-cylindrique.
 2. Canaliculée.
 3. Carénée en V.
 4. Carénée en M.
7. Pilosité du limbe.
 0. Limbe glabre sur les faces.
 1. Limbe pubescent au moins inférieurement.
8. Bords du limbe.
 0. Scabres.
 1. Ciliés.
9. Forme de l'apex foliaire.
 0. Longuement atténué.
 1. En coin obtus ou subaigu.

10. Apparence de la nervure médiane.
 0. Distincte.
 1. Indistincte.
11. Proéminence de la nervure médiane à la face inférieure.
 0. Carène.
 1. Sillon.
(Caractère non coté quand le caractère 10 = 1.)
12. Pilosité de la nervure médiane à la face supérieure.
 0. Glabre.
 1. Poilue.
(Caractère non coté quand le caractère 10 = 1.)
13. Gaines basilaires sans limbe.
 0. Absentes.
 1. Présentes.
14. Forme du passage gaine-limbe.
 0. Régulièrement rétréci.
 1. Brusquement rétréci.
15. Assise d'abscission à la base du limbe.
 0. Absente.
 1. Présente.
16. Contraligule.
 0. Réduite à une bordure ciliée.
 1. Développée en languette scarieuse.
17. Hypoderme.
 0. Inexistant.
 1. Constitué de 1-3 assises \pm continues.
 2. Très développé.
18. Travées intercalaires de sclérenchyme non vascularisé.
 0. Absentes.
 1. Présentes.
19. Longueur de l'épillet.
 0. Moins de 4 mm.
 1. 4-6 mm.
 2. (5)-6-10 mm.
20. Texture des glumes.
 0. Lisses.
 1. Chagrinées.
21. Longueur relative des soies hypogynes.
 0. Plus courtes que le corps de l'akène.
 1. Égalant ou dépassant de moitié la longueur totale de l'akène.
 2. Deux fois plus longues que l'akène, bec compris.
22. Pilosité des soies hypogynes.
 0. Scabres.
 1. Ciliées ou plumeuses.
23. Longueur des anthères.
 0. 1-2 mm.
 1. 2-3 mm.
 2. 3-4 mm.
24. Forme du pollen.
 0. Ovoïde-conique.
 1. Étroitement cylindro-conique.
25. Longueur des stigmates.
 0. 2-4 (-5) mm.
 1. 6 mm.
26. Taille du corps de l'akène.
 0. 1,3-2 mm.
 1. 2-3 mm.
 2. 3-4 mm.

DONNÉES :	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	
1. <i>C. sylvestris</i>	0	0	1	0	3	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	1	0	0	0	0	0	2	
2. <i>C. breviseta</i>	0	0	1	0	2	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	2	0	0	0	0	0	0	0	1	1
3. <i>C. arundinacea</i>	0	0	1	0	2	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	2	0	0	0	0	0	1	1
4. <i>C. pubescens</i>	0	0	1	0	2	3	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	2	1	0	0	0	0	0	0
5. <i>C. comosa</i>	0	0	1	0	2	2	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	2	0	2	1	1	0	0	0	0	0
6. <i>C. stagnalis</i>	0	1	1	0	1	2	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0
7. <i>C. setacea</i>	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	2	0	1	1	2	0	0	0	2	1
8. <i>C. nervosa</i>	0	1	1	0	2	2	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	2	1	1	1	1	1	0	0	0	1	2	
9. <i>C. xyridioides</i>	0	1	0	0	2	0	0	0	1	1	0	1	0	0	1	0	2	1	1	1	1	1	0	0	1	2		
10. <i>C. chamaedendron</i>	1	1	0	0	2	0	0	0	1	1	0	1	1	0	2	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	
11. <i>C. fragilis</i>	1	1	2	1	2	0	0	0	1	1	0	1	1	0	2	0	0	1	1	1	1	0	1	0	0	0	1	
12. <i>C. neocaledonica</i>	0	1	0	0	2	2	0	0	1	1	1	0	0	1	2	0	2	0	2	0	1	1	2	1	1	0	2	

DISTANCES TAXONOMIQUES MOYENNES :

	1. <i>C. sylv.</i>	2. <i>C. brev.</i>	3. <i>C. arund.</i>	4. <i>C. pub.</i>	5. <i>C. com.</i>	6. <i>C. stagn.</i>	7. <i>C. set.</i>	8. <i>C. nerv.</i>	9. <i>C. xyr.</i>	10. <i>C. cham.</i>	11. <i>C. frag.</i>	12. <i>C. neoc.</i>
1. <i>C. sylvestris</i>	0	51	47	61	58	60	63	69	72	80	72	72
2. <i>C. breviseta</i>	51	0	38	58	64	66	66	63	69	75	82	80
3. <i>C. arundinacea</i>	47	38	0	43	58	57	66	66	72	69	77	77
4. <i>C. pubescens</i>	61	58	43	0	47	49	72	69	75	75	82	80
5. <i>C. comosa</i>	58	64	58	47	0	53	63	60	69	75	82	72
6. <i>C. stagnalis</i>	60	66	57	49	53	0	60	57	66	66	75	69
7. <i>C. setacea</i>	60	66	66	72	63	60	0	53	60	63	72	69
8. <i>C. nervosa</i>	63	63	66	69	60	57	53	0	35	66	69	66
9. <i>C. xyridioides</i>	69	69	72	75	69	66	60	35	0	57	63	63
10. <i>C. chamaedendron</i>	72	75	69	75	75	66	63	66	67	0	40	66
11. <i>C. fragilis</i>	80	82	77	82	82	75	72	69	63	40	0	72
12. <i>C. neocaledonica</i>	72	80	77	80	72	69	69	66	63	66	72	0

TABLE 12. — Étude taxonomique numérique des *Costularia* néo-calédoniens : en haut, données initiales, portant sur les 27 caractères de la liste ci-contre; en bas, distances taxonomiques moyennes, en centièmes. En caractères gras les valeurs inférieures à 0,55.

7. Taille du bec de l'akène.
 0. 1/20-1/10 du corps.
 1. 1/3-1/2 du corps.
 2. 1/2-2/3 du corps.

On remarquera la supériorité numérique des caractères tirés de l'appareil végétatif (18 contre 9 pour l'appareil reproducteur). Je crois que cette situation traduit bien la façon dont la spéciation s'est réalisée; les *Costularia* au moins en Nouvelle-Calédonie diffèrent beaucoup plus par leurs appareils végétatifs que par leurs inflorescences, et c'est une des raisons des fréquentes confusions dans les récoltes anciennes. Il est aujourd'hui possible de déterminer un spécimen dépourvu de base, mais ce n'est pas toujours facile.

DISTANCES TAXONOMIQUES

Le calcul, pour plus de rapidité, a été effectué sur la calculatrice IBM 1130 du Laboratoire d'Océanographie physique du Muséum (programme J. RAYNAL); données et résultats sont rassemblés dans la table 12, et visualisés sous la forme d'un graphe tridimensionnel (donc très approximatif, mais néanmoins utile) dans la figure 13.

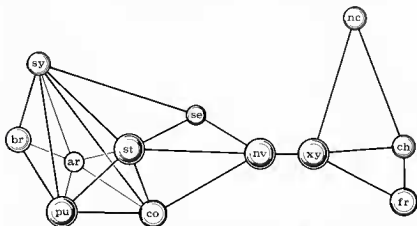


Fig. 13. — Graphe tridimensionnel schématisant les rapports de distance taxonomique entre les *Costularia* néo-calédoniens. sy, *C. sylvestris*; br, *C. breviseta*; ar, *C. arundinacea*; pu, *C. pubescens*; co, *C. comosa*; st, *C. stagnalis*; se, *C. setacea*; nv, *C. nervosa*; xy, *C. xyrioides*; ch, *C. chamædendron*; fr, *C. fragilis*; nc, *C. neocaledonica*.

Loin de bouleverser la classification préexistante, les résultats numériques montrent que les espèces classées par KÜENTHAL dans un sous-genre donné demeurent voisines. Mais cette étude permet à la fois d'expliquer, de tempérer, voire de corriger ce qu'un découpage taxonomique formel a d'artificiel et de subjectif : la séparation en sous-genres pourrait

faire penser à trois ensembles bien distincts; la réalité est différente, et aucune coupure majeure évidente ne ressort des estimations de distance. Ceci milite évidemment pour l'unité du genre *Costularia*.

On constate en effet que les espèces ou groupes d'espèces s'organisent, en gros, selon une chaîne, avec à une extrémité, le groupe *C. sylvestris-breviseta-arundinacea*, et, à l'autre, les espèces plus isolées et incontestablement plus spécialisées *C. neocaledonica*, *fragilis* et *chamædendron*. Il est intéressant de comparer ces résultats avec ceux obtenus, avec la même méthode, par A. RAYNAL (14) sur un tout autre groupe d'Angiospermes (*Nymphoides* africano-malgaches, *Menyanthaceæ*), qui, au contraire, forment un ensemble homogène dont les espèces sont toutes, ou presque, relativement affines les unes des autres.

Dans le cas des *Nymphoides*, il paraît difficile d'imaginer des coupures délimitant des unités supraspécifiques satisfaisantes. Au contraire, ici, les coupures possibles sont nombreuses, presque à tous les maillons de la chaîne. Ces maillons sont en effet de longueurs comparables; aucun hiatus important n'apparaît, qui imposerait deux ou plusieurs blocs d'espèces. Dans ces conditions, si une coupure supraspécifique paraît souhaitable, elle redevient affaire d'appréciation. Le rôle du calcul numérique est ici de fournir un canevas permettant au taxonomiste, au moment du découpage supraspécifique, d'éviter les erreurs de classement. Quelle coupure choisir dans ces conditions?

KÜKENTHAL fait passer une coupure sous-générique entre les espèces 6-7 et 8-9, correspondant au changement de type de l'akène. Une autre coupure méconnue de lui se place, nous l'avons vu, entre les espèces 4-5 (feuilles tristiques à nervure médiane) et les espèces 6-7-8 (feuilles distiques sans nervure médiane). La succession, et non la coïncidence, de ces sauts de caractères, est un autre argument important contre la distinction de deux genres. Il est manifeste qu'on peut, sans forcer les faits, interpréter cet ensemble d'espèces comme résultant du développement d'un phylum unique, porteur de rameaux courts. La distinction, le long de ce phylum, d'étapes évolutives auxquelles conviendra le rang subgénérique, doit s'efforcer de correspondre aux corrélations majeures de caractères; les faits biogéographiques pourront aussi entrer en ligne de compte dans le choix de cette division. C'est pourquoi je préfère choisir, pour délimiter le sous-genre *Lophoschanus* (Stapf) Kük., le double caractère des feuilles tristiques à nervure médiane apparente; il rassemble des espèces très affines; il ne présente dans sa réalisation aucune ambiguïté, et correspond bien à une étape évolutive moins avancée que le reste des espèces, à feuilles distiques et nervure médiane indistincte. La distinction de KÜKENTHAL basée sur la forme de l'akène a l'inconvénient de ne s'appuyer que sur un caractère unique, qui montre une transition plus graduelle, et dont la signification évolutive est moins certaine.

Le sous-genre *Chamædendron* Kük. regroupe des espèces dont les affinités, entre elles, sont parfois moindres qu'avec des espèces extérieures à ce sous-genre; ainsi *C. xyridioides* ne manifeste certainement pas le degré de spécialisation des *C. chamædendron* et *fragilis*; ces deux espèces ressemblent au malgache *C. brevifolia*, mais en diffèrent sensiblement par l'ana-

tomie foliaire. Faute de pouvoir redéfinir ici de façon satisfaisante ce sous-genre, je préfère l'abandonner, au moins provisoirement, et considérer toutes les espèces de *Costularia* à feuilles distiques comme représentant le sous-genre *Costularia*. De toute façon, un éventuel découpage de ce taxon, qui comprend toutes les espèces malgaches et sud-africaines, ne peut être pratiqué sans une révision d'ensemble.

En résumé, selon ma conception, *Costularia* compte deux sous-genres, *Lophoschanus* (Nouvelle-Calédonie, Indonésie, Seychelles) et *Costularia* (Nouvelle-Calédonie, Mascareignes, Madagascar, Afrique du Sud). Il est remarquable que ces sous-genres soient sympatriques seulement en Nouvelle-Calédonie.

ÉVOLUTION

Le degré d'évolution de chacun des caractères étudiés a été évoqué au cours de l'étude morphologique. Il me semble que tout concourt à faire de *Lophoschanus* la fraction la plus primitive du genre : la tristichie — ou mieux la localisation de la distichie à épillet — et les structures anatomiques foliaires, sont très classiques de la famille, et ne dénotent pas le degré de spécialisation offert par le subgen. *Costularia*; ce dernier fait preuve d'une évolution divergente plus active, et produit des taxons tels que *C. chamædendron* et *C. fragilis*, fortement différenciés tant dans leur morphologie externe que dans leur anatomie. L'évolution, dans *Costularia*, a touché beaucoup plus l'appareil végétatif que l'inflorescence, malgré, semble-t-il, une tendance à la séparation des sexes chez *C. fragilis*.

D'un point de vue biogéographique, *Costularia* présente en Nouvelle-Calédonie l'éventail pratiquement complet de ses réalisations évolutives principales; aucune autre région du monde n'a ce privilège; il me paraît donc raisonnable de penser que le genre a pris naissance quelque part dans cette partie du globe, peut-être pas dans l'actuelle Nouvelle-Calédonie à la physionomie trop récente, mais dans des terres voisines disparues; sa distribution en deux centres principaux de spéciation très distants en fait à coup sûr un genre ancien. Son origine pacifique est en accord avec le centre de dispersion de nombreux genres affines de *Rhynchosporoides*. Son absence totale du continent australien n'est cependant pas le moindre mystère d'une longue histoire certainement bien difficile à reconstituer.

BIBLIOGRAPHIE

1. CHERMEZON, H. — Observations sur le genre *Microdracoides*, Bull. Soc. Bot. Fr. 80 : 90-97 (1933).
2. — Cypéracées, in HUMBERT, H., Flore de Madagascar, 29^e famille, 335 p., 1937.
3. CLARKE, C. B. — *Cyperaceæ*, in THISELTON-DYER, W. T., Flora Capensis 7 : 149-310 (1897-98).
4. — New genera and species of *Cyperaceæ*, Bull. Misc. Inf., Add. ser. 8, 196 p. (1908).

5. DÄNIKER, A. U. — Ergebnisse der Reise von Dr. A. U. Däniker nach Neu-Caledonien und den Loyalty-Inseln (1924/6). 4. Katalog der Pteridophyta und Embryophyta siphonogama, Mitt. Bot. Mus. Univ. Zürich **142**, Viertelj. Naturf. Ges. Zürich **77**, Beibl. **19** : 1-395 (1932-33) (*Cyperaceae* : 71-87, 1932).
6. FORSTER, G. — Florulæ Insularum Australium Prodrromus, 103 p. (1786).
7. GUILLAUMIN, A. — Catalogue des Plantes phanérogames de la Nouvelle-Calédonie et dépendances— Apétales et Monocotylédones, 86 p. (1911) (*Cypéacées* : 52-54).
8. — Contribution à la flore de la Nouvelle-Calédonie, Bull. Mus. Nat. Hist. Nat., ser. 2, **6** : 198-203 (1935).
9. — Matériaux pour la flore de la Nouvelle-Calédonie. L. — Révision des Cypéacées, Bull. Soc. Bot. Fr. **85** : 37-47 (1938).
10. — Flore analytique et synoptique de la Nouvelle-Calédonie, Phanérogames, 369 p. (1948).
11. — Résultats scientifiques de la mission franco-suisse de botanique en Nouvelle-Calédonie (1950-1952), Mém. Mus. Nat. Hist. Nat., ser. B, Bot. **8** : 1-120 (1957) (*Cypéacées* : 25-33).
12. KÜKENTHAL, G. — Vorarbeiten zu einer Monographie der *Rhynchosporoideæ* IV-V, Rep. Sp. Nov. **46** : 13-32 et 65-76 (1939).
13. METCALFE, C. R. — Anatomy of the Monocotyledons, V. *Cyperaceae*, 597 p. (1971).
14. RAYNAL, A. — Le genre *Nymphoides* (*Menyanthocea*) en Afrique et à Madagascar, 2^e partie : Taxonomie, Adansonia, ser. 2, **14** (3) : 405-458 (1974).
15. RAYNAL, J. — Notes cypérogiques. I. *Afrotrolepis*, nouveau genre africain, Adansonia, ser. 2, **3** (2) : 250-265 (1963).
16. RENDLE, A. B. — Monocotyledons, in RENDLE, A. B., BAKER, E. G. & SPENCER LE M. MOORE, A systematic account of the plants collected in New Caledonia and the Isle of Pines by Prof. R. H. Compton, M. A., in 1914, Journ. Linn. Soc., Bot. **45** : 1-240 (1921) (*Cyperaceae*: 260-263).
17. STAPP, O. & TURRILL, W. B. — *Cyperaceae*, in GIBBS, L. S., A contribution to the flora and plant formations of Mount Kinabalu and the highlands of British North Borneo, Journ. Linn. Soc., Bot. **42** : 173-185 (1914).
18. VAHL, M. — Enumeratio Plantarum **2**, 423 p. (1805).